

Funktion und Wirkungsweise der Riechlaute der Mausohrfledermaus, *Myotis myotis*

Von A. KOLB

Eingang des Ms. 31. 7. 1975

Der erste Hinweis auf die Existenz von Riechlauten beim Mausohr (KOLB 1973) hat großes Interesse und eine rege Diskussion ausgelöst. Bekanntlich stoßen Mausohren bei der Nahrungssuche auf dem Boden, sei es beim niedrigen Überfliegen oder auch beim Laufen auf demselben, niederfrequente Laute (16 bis 30 kHz) aus, die ich „Riechlaute“ nannte. Denn ich schrieb diesen Lauten aufgrund verschieden gearteter Versuche einen positiven Einfluß auf die Erhöhung der Duftintensität ihrer Beutetiere zu. Die hier beschriebenen Versuche sollen nun die Wirkungsweise und Funktion dieser niederfrequenten Laute aufzeigen, und die z. T. hypothetischen Vorstellungen durch reale Nachweise ersetzen.

Ultraschalllaute finden heute sowohl im industriell-technischen, im wirtschaftlichen als auch im medizinischen und naturwissenschaftlichen Bereich eine so vielseitige Anwendung, daß diese hier nur angedeutet werden kann. Für unsere Belange ist hiervon die Untersuchung des Meeresgrundes mit Hilfe des U-Schalls von Interesse, da hierbei wegen der zu geringen Eindringungsfähigkeit hochfrequenter Impulse nur niederfrequente Verwendung finden. Dies gab die Anregung zu untersuchen, ob etwa bei der Fortpflanzung von Ultraschallimpulsen der Mausohren im Moos ähnliche Verhältnisse vorliegen, da die Tiere, wie berichtet, bei der Nahrungssuche auf dem Boden eigenartigerweise niederfrequente Laute ausstoßen und ohne Schwierigkeit in etwa 5 bis 8 cm tiefem Moos versteckte Käfer ausfindig machen.

Auch die Entdeckung und Erforschung der Allomone verschiedener Coleopteren, die von Mausohren besonders gern gefressen werden, durch SCHILDKNECHT (1972) gaben Anlaß, dessen interessante Ergebnisse in einem gewissen Zusammenhang mit den Riechlauten zu sehen und die Wirkung von Ultraschall auf die Allomone zu untersuchen. Aus dieser Sicht stellte sich dann die weitere Frage nach der Wirkung von Ultraschalllauten auf lebende Käfer, die unbedingt nachweisbar sein muß, wenn meine bereits geäußerte These richtig sein sollte, daß durch die Einwirkung von Ultraschalllauten die Duftkonzentration um einen Käfer vergrößert, der Duft sich weiter ausdehnt und dadurch der Bereich der Duftwahrnehmung erweitert wird.

Die Vorstellung, daß die durch den Flügelschlag der Fledermäuse hervorgerufene Luftströmung eine für die olfaktorische Auswertung günstige Richtung nimmt, sollte deshalb auf ihre Richtigkeit untersucht werden.

Schließlich war auch noch zu prüfen, ob außer der bereits bekannten geschmacklichen Veränderung des Weines (Alterung) durch die Einwirkung von Ultraschall auch eine für den Menschen feststellbare geruchliche Veränderung auftritt.

Material und Methode

Zu allen Versuchen, bei denen Fledermäuse mitwirkten, wurden adulte Mausohren herangezogen. Käfer, Carabiden und Lamellicornier, wurden mit Fallen gefangen und in einem Becken, das Erde enthielt, gehalten, damit sie für die Versuche jederzeit greifbar waren.

An technischen Geräten kamen in verschiedenen Kombinationen zur Anwendung: Ultraschall-Sender (Frequenzbereich 10 bis 60 kHz), Sinus-Generator „Heathkit“ (Frequenzbereich 10 Hz bis 100 kHz), Ultraschall-Mikrofon mit Verstärker (Einsatzbereich bis über 100 kHz), Elektronenstrahl-Oszillograf „Philips“ (Frequenzbereich bis 200 kHz), Analysenwaage „Sauter“ (Wiegebereich 0,1 mg bis 200 g). Verschiedene einfachere Geräte wurden selbst angefertigt und in die jeweiligen Versuchsanordnungen eingebaut.

Von unserem Lautsprecher wurden die Laute fast immer mit seiner maximalen Intensität (10 Volt) ausgestrahlt und ein Abstand von etwa 8 cm zum Objekt eingehalten. Wir hatten nämlich festgestellt, daß Riechlaute in etwa 8 cm Entfernung vom Mund des Mausohrs die gleiche Intensität aufweisen (etwa 0,75 V), wie die Laute des Senders bei derselben Entfernung.

Versuche

Versuchsserie 1: Reflexion von U-Schallwellen an der Oberfläche des Mooses

Mit diesen Versuchen sollte festgestellt werden, ob ein Unterschied zwischen hoch- und niederfrequenten Lauten beim Eindringen in das Moos besteht, um ggf. eine Erklärung für die Änderung der Frequenzen bei den Lauten, die Mausohren bei der Nahrungssuche auf dem Boden abgeben, zu finden.

Hierzu wurde folgende Versuchsanordnung gebaut: Ein Holzrahmen mit den Ausmaßen $25 \times 22 \times 5,6$ cm wurde auf der Unterseite mit Gaze bespannt und mit Moos ausgefüllt, so daß die Höhe des Mooses etwa 5 cm betrug. Zum Aufbau der Versuchsanordnung wurde ein Ultraschallsender, ein Sinus-Generator, ein Oszillograf und ein Ultraschallmikrofon mit Verstärker verwendet. Zuerst untersuchten wir die Reflexion der Laute an der Oberfläche des Mooses bei verschiedenen Frequenzen. Hierzu wurde ein Ultraschallsender in einem Winkel von etwa 25° zur Moosoberfläche eingestellt und an einem Stativ befestigt. Das Mikrofon wurde in gleicher Höhe seitlich vom Sender mit der Hand gehalten und so geführt, daß jeweils das Optimum des reflektierten Lautes empfangen wurde. Der Abstand Moos-Lautsprecher bzw. Mikrofon betrug 8 bis 15 cm. Die vom Generator erzeugten Impulse wurden mit dem Ultraschallsender ausgestrahlt, ihr reflektierter Anteil mit dem Mikrofon aufgenommen und über den Verstärker dem Oszillografen zugeleitet. Dort wurden die Werte vom Bildschirm abgelesen.

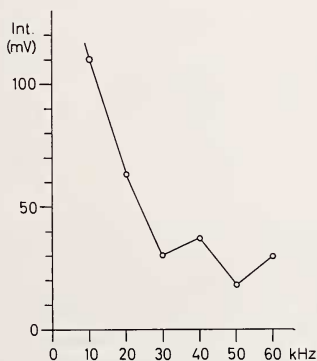


Abb. 1. Reflexion von Wellen gleicher Intensität an der Oberfläche des Mooses

Die Durchschnittswerte einer größeren Zahl von Versuchen gibt die Abb. 1 wieder. Aus der Kurve geht hervor, daß die Laute mit einer Frequenz um 10 kHz eine stärkere Reflexion erfahren, während die übrigen Laute, insbesondere im Frequenzbereich von 30–60 kHz, nur schwach reflektiert werden.

Versuchsreihe 2: Fortpflanzung von U-Schallwellen im Moos

Da diese Versuche zeigen sollten, ob Impulse mit verschiedenen hohen Frequenzen sich im Moos unterschiedlich fortpflanzen, mußte die Versuchsanlage umgebaut werden. Wie Abb. 2 zeigt, wurde der Moosbehälter durch einen etwa 4 cm hohen Rahmen gehoben, um einen Hohlraum zu bekommen, in den das Mikrofon gelegt werden konnte.



Abb. 2. Apparatur zur Messung der Fortpflanzung von U-Schallwellen im Moos. Vordergrund: Moosbehälter, darunter das Mikrofon (unsichtbar), am Stativ der Lautsprecher; Hintergrund: U-Schallgenerator, Verstärker und Oszillograf

Der Ultraschallsender wurde mit einem Abstand von etwa 8 cm vom Moos an ein Stativ montiert und senkrecht nach unten auf die etwa 5 cm hohe Mooschicht und damit auf das Mikrofon gerichtet. Die orientierende Einstellung wurde ohne Mooszwischenlage vorgenommen. Der Schall mußte also das Moos durchdringen, um auf das Mikrofon zu treffen, das über einen Verstärker mit dem Oszillograf verbunden war. Der Sinus-Generator wurde bei den Versuchen auf maximale Stärke (10 Volt) gestellt und die Beschallung mit 10 bis 60 kHz durchgeführt. Die in den einzelnen Frequenzbereichen angezeigten Amplituden wurden vom Bildschirm des Oszillografen

F. /Nr.	1	2	3	4	5
10 kHz	0,32	0,16	0,10	0,10	0,12
20 "	0,15	0,15	0,14	0,10	0,09
30 "	0,13	0,13	0,06	0,04	0,06
40 "	0,17	0,14	0,06	0,03	0,02
50 "	0,13	0,08	0,05	0,02	0
60 "	0,16	0,08	0,04	0,01	0

Abb. 3. Beschallungswerte, Intensität in Volt, durch: 1 = Gaze ohne Mooschicht (Einstell- und Kontrollversuch); 2 = eine 5 cm hohe Mooschicht, locker, trocken; 3 = eine 5 cm hohe Mooschicht, dicht, trocken; 4 = eine 5 cm hohe Mooschicht, locker, angefeuchtet; 5 = eine 5 cm hohe Mooschicht, dicht, angefeuchtet

direkt abgelesen und in Volt angegeben. Entsprechend der Abb. 3 durchdringen niederfrequente Laute das Moos am leichtesten, während diese Fähigkeit mit steigenden Frequenzen immer mehr abnimmt und bei 60 kHz gleich Null ist. Die Durchschnittswerte gibt die Kurve in Abb. 4 wieder. Die Einzelwerte in Abb. 3 zeigen zudem, daß neben der Frequenz auch der Zustand des Mooses erheblichen Einfluß auf den Durchgang des Schalles hat. Die Durchgangswerte durch das Moos sinken nämlich entsprechend dem Zustand desselben von locker-trocken, dicht-trocken, locker-feucht, dicht-feucht, kontinuierlich ab, wobei im Extremfall eine vollständige Absorption der Laute bei einer Frequenz ab etwa 50 kHz erfolgt.

Als Ergebnis dieser Versuche können wir daher feststellen, daß bei steigender Frequenz eine immer stärkere Absorption der Laute beim Eindringen in das Moos

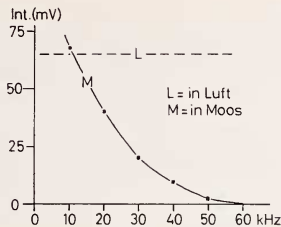


Abb. 4. Absorption der Schallwellen im Moos bei steigender Frequenz.

erfolgt, bis sie schließlich völlig absorbiert werden, d. h. niederfrequente Laute vermögen tiefer in das Moos einzudringen als hochfrequente. Darüber hinaus hat der Zustand des Mooses (Dichte, Feuchtigkeit) insofern Einfluß auf die Tiefe des Eindringens der Laute, als trockenes Moos die Laute weniger stark absorbiert als dichtes und feuchtes.

Versuchsserie 3: Einfluß der Ultraschalllaute auf Wehrstoffe von Käfern

Die bekannte Tatsache, daß Carabiden sehr penetrant zu sinken vermögen, sowie die Untersuchungen von SCHILDKNECHT (1968) und seinen Mitarbeitern über die Wehrsekrete (Allomone) bei Käfern, gaben den Anlaß, diese Sekrete auf die Einwirkung von Ultraschall zu untersuchen¹. Die Untersuchung der Gewichtsverluste von Methacrylsäure bei Beschallung mit Ultraschall wurde mit folgender Versuchsanordnung durchgeführt:

Der mit dem Sinus-Generator verbundene U-Sender wurde an einem Stativ befestigt und so aufgestellt, daß er senkrecht in die Methacrylsäure enthaltende flache Schale gerichtet war, die auf der Waagschale der Analysenwaage stand. Von einer Stoppuhr konnte die Dauer der Beschallung abgelesen werden. Zwischen dem Sinus-Generator und dem Sender wurde zur Unterbrechung des Lautes eine Morsetaste eingebaut, um die Laute der Fledermäuse einigermaßen imitieren und feststellen zu können, ob der unterbrochene Ton gegenüber dem Dauerton eine unterschiedliche Wirkung zeigt. Die Gewichtsverluste der Methacrylsäure, ohne und mit Beschallung bei verschiedenen Frequenzen, konnten der Analysenwaage entnommen werden. Bereits die ersten Übersichtswägungen zeigten erhebliche, schallbedingte Gewichtsverluste der Methacrylsäure. Daraufhin wurden die Versuche präzisiert, eine konstante Versuchszeit von 16 min eingehalten und die Raumtemperatur berücksichtigt. Die Gewichtsprüfungen wurden unter verschiedenen Bedingungen durchgeführt, ohne Beschallung (normale Verdampfung), bei Dauerbeschallung in den Frequenzen von 15 bis 60 kHz und bei unterbrochener Beschallung (etwa 130 Schallstöße/min) in demselben Frequenzbereich. Auch die Menge der zu prüfenden Substanz (65, 120, 125 mg) wurde immer wieder geändert, um möglichst gesicherte Werte zu erhalten. Von einer großen Zahl von Versuchen wurden die Mittelwerte errechnet und grafisch dargestellt. In Abb. 5 zeigt ein Balkendiagramm den Gewichtsverlust der Methacrylsäure ohne und mit Beschallung bei verschiedenen Frequenzen und, mit Ausnahme bei 60 kHz, auch unter verschiedenen gearteten Bedingungen. Die Beschallung wirkt sich positiv auf die Höhe der Verdampfung der Methacrylsäure aus. In allen Frequenzen ist die Verdampfung bei Beschallung höher als bei Nichtbeschallung. Die unterbrochene Beschallung hat zudem, außer bei 15 und 60 kHz, eine weitere Steigerung der Verdampfung zur Folge. Die Differenz der Verdampfungswerte ist jedoch nicht in allen Frequenzen gleich groß. Ihre größte Differenz tritt bei 30 und 50 kHz auf und beträgt dort 5 mg/16 min, das Doppelte der Nichtbeschallung.

¹ Für die Überlassung von Methacrylsäure und eines entsprechenden Rates zur Durchführung der Untersuchung danke ich Herrn Kollegen SCHILDKNECHT bestens.

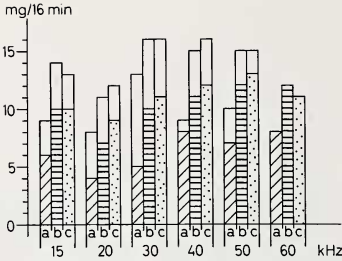


Abb. 5. Methacrylsäure-Verdampfung. Gewichtsverluste in mg/16 min, Raumtemperatur 20,5—22,5° C. a = ohne Beschallung; b = bei Dauer-Beschallung; c = bei Morse-Beschallung (etwa 130 Schallstöße/min). Säulen schraffiert bzw. punktiert: Verdampfung in flacher Schale. Säulen unstrukturiert: Verdampfung auf Filterpapier

Durch Morse-Beschallung entsteht bei 20 kHz gegenüber der Dauerbeschallung eine maximale Erhöhung des Verdampfungswertes um 2 mg. Doch fällt dieser Wert mit steigender Frequenz kontinuierlich und sinkt bei 60 kHz sogar unter den Wert der Dauerbeschallung. Die Verdampfung der Methacrylsäure auf Filterpapier, die wegen der ähnlich gelagerten Situation im biologischen Bereich von besonderem Interesse ist, wird in Abb. 5 durch die aufgesetzten, nicht strukturierten Säulen dargestellt. Erwartungsgemäß liegen die Verdampfungswerte bei gleicher Verdampfungsfläche wie in den vorhergehenden Versuchen erheblich höher. Während sich die Dauerbeschallung deutlich bemerkbar macht (bei 30 kHz 3 mg mehr), wirkt sich die Unterbrechung des Lautes nur in den Frequenzen von 20 und 40 kHz positiv aus.

Erheblichen Einfluß auf die Verdampfungswerte hat, wie aus Abb. 5 hervorgeht, die Temperatur. Die unterschiedlichen Werte der Verdampfung bei Nichtbeschallung sind auf die Raumtemperatur zurückzuführen, die zwischen 20,5 und 22,5° C schwankte.

Versuchsserie 4: Gewichtsverlust lebender Käfer bei U-Beschallung

Ausgehend von der These, daß durch U-Schalllaute der Mausohren an Insekten Duftmoleküle in erhöhtem Maße freigesetzt werden, wurde untersucht, ob und in welchem Ausmaß sich ein Gewichtsverlust an lebenden Käfern bei Beschallung gegenüber Nichtbeschallung feststellen läßt.

Die Versuchsanordnung der Versuchsserie 3 konnte zu diesen Versuchen beibehalten werden. Lediglich die flache Schale wurde durch ein 50-ml-Becherglas ersetzt, damit die Käfer nicht entkommen konnten.

Zu den Versuchen wurden Käfer herangezogen, die von den Mausohren besonders gern gefressen werden, Carabiden und Lamellicornier. Sie wurden in das Becherglas gesetzt, auf die Waagschale gestellt und bei einer Entfernung von etwa 8 cm mit dem U-Schallsender bei maximaler Einstellung (10 V) des Generators mit verschiedenen Frequenzen beschallt. Die Gewichtsverluste zwischen Nichtbeschallung und Beschallung wurden der Waage entnommen, die Versuchsdauer auf 30 bzw. 40 min festgelegt, um markante Werte zu erhalten.

a. Carabiden

Zuerst wurden Laufkäfer untersucht. Nach ersten Orientierungsversuchen, die alle positiv verliefen, wurde mit der Registrierung der zahlreichen Versuche begonnen und die Beschallungsdauer auf 40 min festgesetzt. Sehr bald zeigte sich, daß die meisten Käfer auch bei Nichtbeschallung Gewichtsverluste erleiden. Die angegebenen Werte stellen Mittelwerte von mehreren Versuchstieren bzw. wiederholten Versuchen dar. Die Gewichtsverluste erhöhten sich bedeutend mit dem Einsetzen der Beschallung, auf die die Tiere selbst keine deutliche Reaktion zeigten. Bemerkenswert ist, daß die größten Gewichtsverluste bei der Beschallung mit einer Frequenz von etwa 20 kHz auftraten, obwohl die Tiere nicht etwa immer in steigender, sondern auch in wechselnder Reihenfolge mit den verschiedenen Frequenzen beschallt wurden. Die höch-

sten Gewichtsverluste mit 2,5 mg bei 20 kHz finden sich bei *Abax ater* (Abb. 6) mit einem Körpergewicht von durchschnittlich 180 mg. Mit steigenden Frequenzen fallen die Verluste jedoch ab. Einen ähnlichen Verlauf nimmt die Kurve des nur 80 mg wiegenden *Abax parallelus*, während *Anisodactylus* den höchsten Verlust (0,8 mg) bei 30 kHz aufweist.

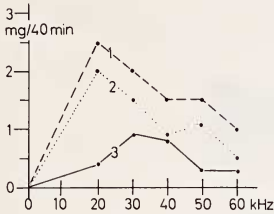


Abb. 6. Frequenzabhängige Gewichtsverluste beschallter Laufkäfer in mg/40 min. 1 = *Abax ater*; 2 = *Abax parallelus*; 3 = *Anisodactylus binotatus*

Durch die Unterbrechung des Schalles konnte trotz zahlreicher Versuche kein positives Ergebnis erzielt werden. Alle Werte der Morse-Beschallung liegen entweder gleich hoch oder bei höheren Frequenzen geringfügig tiefer als bei Dauerschall.

b. Lamellicornier und Staphyliniformier

Auch mit Vertretern von Blatthorn- und Aaskäfern, die wir als gern genommenes Futter für die Mausohren verwenden, stellten wir entsprechende Versuche an. Doch hielten wir hier hauptsächlich die Gewichtsverluste zwischen Nichtbeschallung und Beschallung mit einer Frequenz von 20 kHz fest, auf die es hauptsächlich ankommt. Ein Teil der Ergebnisse aus einer großen Zahl von Versuchen gibt Abb. 7

Art	Frequenz kHz	0		20	
				D	M
<i>Geotrupes silvaticus</i>		1,5	4	4	4
<i>Necrophorus interruptus</i>		1	3	2	2
" <i>germanicus</i>		7	10	10	10

Abb. 7. Einfluß von U-Schall auf das Gewicht von Lamellicorniern und Staphyliniformiern. Gewichtsverluste in mg/40 min bei Dauer- und Morse-Beschallung

wieder. Mit einer Erhöhung der Gewichtsverluste bei Beschallung um 2,5 bis 3 mg tritt die Wirkung des U-Schalls deutlich zu Tage. Auch hier brachte die Unterbrechung des Schalls keine nennenswerte Änderung der Verdampfungswerte.

Versuchsserie 5: Strömungsversuche

Entsprechend der Vorstellung, daß die durch die Funktion der Riechlaute im erhöhten Maß freiwerdenden Duftmoleküle ggf. auch durch den Luftstrom des Flügel-schlages den Mausohren zugeführt würden, untersuchten wir die Wirbelströmung, die beim niedrigen Überfliegen des Bodens bzw. beim Rütteln unmittelbar über demselben oder vor einer Wand auftritt. Hierzu fertigten wir nach mehreren Fehlversuchen eine gut funktionierende Apparatur an, mit der wir die Luftströmung sichtbar machen konnten. Sie bestand aus einem 0,5-l-Schraubenglas, dessen Deckel durch einen trichterförmigen Pappaufsatz ersetzt und an der Spitze durchbohrt wurde. Mit einem Schlauch, der mit einer Luftpumpe verbunden war, wurde Luft in das Glas geleitet. In diesem wurde ein Rauchhütchen entzündet und der austretende Luftstrom auf diese Weise in eine kontinuierliche Rauchfahne verwandelt.

Bei den Versuchen wurde die Apparatur (Abb. 8) vor eine senkrechte Bretterwand gestellt und ein Mausohr mit der Hand so gehalten, wie diese Tiere gelegentlich vor einer Wand zu rütteln pflegen. Durch den Flügelschlag entstand eine Luftströmung, die sich in der Höhe des hinteren Körperteiles vom Tier in Richtung Wand bewegte, dort jedoch reflektiert und in die Kopfgegend des Tieres zurückgeworfen wurde, was aus Abb. 8 klar hervorgeht. Dieser Versuch bestätigte eindeutig die vermutete Luftströmung, die auch bei freiliegenden Tieren zu beobachten ist, wenn sie unmittelbar über dem Boden rüttelnd trockenes Moos aufwirbeln.

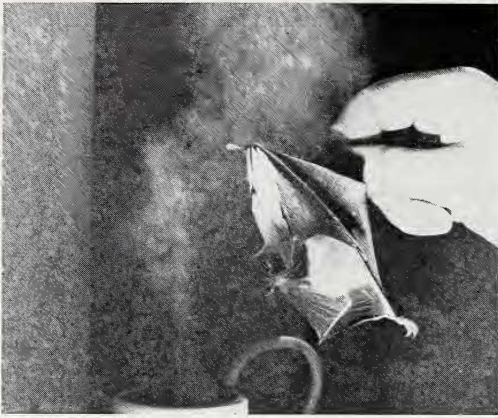


Abb. 8. Mit Rauch sichtbar gemachte Luftströmung beim Flügelschlag eines Mausohrs. Von links: Bretterwand, Raucherzeuger mit zuführendem Luftschlauch, Rauchfahne, Fledermaus am Genick gehalten mit gerade niederschlagenen Flügeln

Versuchsserie 6: Riechversuche mit Menschen

Bei diesem letzten Versuch sollte untersucht werden, ob neben der leicht feststellbaren geschmacklichen Veränderung des Weines durch die Einwirkung von U-Schall auch eine vom Menschen feststellbare geruchliche Veränderung auftritt. Folgende Versuchsanordnung wurde getroffen: Der Sinus-Generator, der Verstärker und der Sender wurden auf einem Tisch so aufgebaut, daß der an einem Stativ befestigte Sender leicht transferiert werden konnte. Außerdem wurden drei Weingläser, gut zur Hälfte mit Wein gefüllt, aufgestellt, der U-Schallsender senkrecht in ein Glas gerichtet und dieses 10 min mit 20 kHz bei maximaler Einstellung des Generators (10 V) beschallt. Anschließend wurde der Sender zur Seite gestellt. Die Versuchspersonen mußten durch Beriechen der Gläser das beschallte herausfinden. Zwei Richter des Oberlandesgerichtes Bamberg, träger hochsensibler Nasen, insbesondere für Weingerüche, vermochten mit absoluter Sicherheit das beschallte Glas ausfindig zu machen. Ihre Aussage, daß sie das beschallte Glas am intensivsten bzw. anders gearteten Geruch erkennen, ist hierbei besonders aufschlußreich. Mit diesen Versuchen wird gezeigt, daß die U-Schalllaute eine auch für den Menschen feststellbare Erhöhung der Konzentration von Duftmolekülen bewirken.

Versuchsergebnisse

In den Versuchsserien 1 und 2 wurde die Fähigkeit des U-Schalls in Moos einzudringen bzw. dieses zu durchdringen untersucht mit dem Ergebnis, daß Laute mit einer Frequenz von 10 bis 30 kHz an der Oberfläche des Moores am stärksten reflektiert werden, die Reflektion mit steigender Frequenz jedoch kontinuierlich absinkt. Der leicht reflektierte Teil der Schallwellen des niedrigen Frequenzbereiches dringt dagegen am tiefsten in das Moos ein, während die Laute mit höheren Frequenzen

in den Bereichen von 50 bis 60 kHz bereits in einer Tiefe von 5 cm vollständig absorbiert werden.

Die Untersuchung des Einflusses von U-Schall auf die Höhe der Verdampfung von Methacrylsäure, 200 ppm Hydrochinon, in der Versuchsserie 3 ist von besonderer Bedeutung, weil diese Säure ein Allomon einiger Carabiden (*Abax ater* und *A. parallelus*) ist, die wir auch lebend untersuchten. Die Wirkung des U-Schalls auf die Höhe der Verdampfung des Allomons ist überraschend groß. Bei Dauerbeschallung wird die Verdampfung von 3 bis 5 mg/40 min gegenüber der Nichtbeschallung erhöht. Die Morse-Beschallung, etwa 130 Stöße/min, wirkt sich bei einer Frequenz von 20 kHz durch eine weitere Erhöhung von 2 mg positiv auf diesen Prozeß aus.

Die Verdampfung auf Filterpapier, die den Verhältnissen an lebenden Tieren am nächsten steht, ist sowohl ohne als auch mit Beschallung erheblich höher als bei stehender Flüssigkeit, besonders im Frequenzbereich von 30 kHz, wo die Erhöhung ohne Beschallung 8 mg, mit Beschallung dagegen 14 mg beträgt. Die Beschallung hat also einen erheblichen Einfluß auf die Höhe der Verdampfung und damit auf die Intensität des Geruches.

In der Versuchsserie 4 zeigte die Beschallung lebender Käfer, daß sich die am reinen Stoff der Allomone erzielten Ergebnisse tatsächlich am lebenden Objekt wiederholen.

Bei den Laufkäfern tritt eine Erhöhung der Gewichtsverluste von 2 mg/40 min und bei den Blatthorn- bzw. Aaskäfern eine solche von 2,5 bis 3 mg bei Beschallung ein. Die Morse-Beschallung bewirkt keine weitere Änderung an Gewichtsverlusten. Die Gewichtsverluste, die bei den Käfern auftreten, sind somit eindeutig auf die Wirkung des U-Schalls zurückzuführen.

Die Strömungsversuche in der Versuchsserie 5 zeigten durch die sichtbar gemachte Wirbelströmung, daß durch den Flügelschlag einer rüttelnden Fledermaus tatsächlich ein Luftstrom entsteht, der von der Unterlage, z. B. einer Wand, reflektiert wird und direkt am Kopf des Tieres vorbeizieht. Der Verlauf dieser Strömung ist geeignet, dem Mausohr Duftstoffe von Beutetieren zuzuführen, die auf dem Boden oder an einer Wand sitzen.

Schließlich konnte in der Versuchsserie 6 die Intensivierung des Geruchsstoffes bei der Beschallung des Weines aufgezeigt werden. Die persönliche Aussage der Versuchspersonen, daß sie das beschallte Glas mit Wein am intensiveren bzw. anders gearteten Geruch erkennen, bestätigt die selbst von den Menschen erkennbare Zunahme der Duftintensität, hervorgerufen durch die Wirkung des U-Schalls.

Diskussion

Auf verschiedenen Wegen und mit unterschiedlichen Methoden wurde versucht, die Wirkungsweise und Funktion niederfrequenter U-Laute (Riechlaute) der Mausohrfledermaus zu erfassen. Die aufgrund von Versuchen, von Verhaltensweisen der Tiere, von Analogieschlüssen und Hypothesen gewonnenen Vorstellungen über die Wirkung der Riechlaute (KOLB 1973) konnten zum allergrößten Teil durch die jetzigen Versuche bestätigt werden. Die Annahme jedoch, daß Mausohren wegen Energieersparnis niederfrequente Laute aussenden, kann nicht aufrecht erhalten werden. Da diese Laute, wie die Versuche zeigten, tiefer in das Moos eindringen als hochfrequente, muß gefolgert werden, daß die Mausohren diese niederfrequenten Laute „absichtlich“ ausstoßen. Denn nur mit ihrer Hilfe vermögen sie auch tiefer im Moos sitzende Käfer bzw. Larven zu erreichen und ihren Duft zu intensivieren, was biologisch von erheblicher Bedeutung ist, da die Bodennahrung die Mausohren befähigt, besonders Nahrungsengpässe zu überwinden. Hierbei könnten diese niederfrequenten Laute nur

in Ausnahmefällen als Ortungslaute fungieren, da aufgrund der Versuchsergebnisse ein Echo nur aus einer Moostiefe von etwa 2,5 cm zu erwarten wäre, was für die natürlichen Verhältnisse zu gering ist. Zudem dürften alle Echos aus Moosen fragmentarisch und damit nicht charakteristisch sein.

Erfreuliche Ergebnisse haben die Versuche mit Methacrylsäure gebracht, dem Allomon einiger Carabiden, der gern genommenen Nahrung der Mausohren. Am reinen Stoff des Allomons zeigte sich die Wirkung des U-Schalls durch eine wesentliche Erhöhung der Verdampfungswerte (3 bis 5 mg) bei Beschallung der stehenden Flüssigkeit. Die Verdampfung des Allomons auf Filterpapier, die den natürlichen Verhältnissen wohl am nächsten steht, demonstriert mit einer weiteren Erhöhung der Verdampfungswerte um 6 mg klar und eindeutig die Wirkung des U-Schalls.

Die markanten Gewichtsverluste lebender Käfer bei Beschallung stellen das letzte Glied der Beweise dar, daß niederfrequente U-Laute tatsächlich die Erhöhung der Duftkonzentration bewirken. Die Wirkungsweise der U-Laute beruht, entsprechend den Versuchsergebnissen, auf der Erhöhung der Verdampfung des Duftstoffes, was zur Folge hat, daß dessen Konzentration in unmittelbarer Nähe eines Insektes erhöht wird. Aufgrund der Eigenschaft der Gase, sich gleichmäßig im Raum auszubreiten, wird der Duftmantel um ein Insekt erweitert und damit der Bereich der Duftwahrnehmung vergrößert. Für die freigesetzten Duftmoleküle dürfte jedoch nur selten die Möglichkeit bestehen, sich ungehindert nach allen Seiten auszubreiten. Bei allen auf dem Boden, an einer Wand oder auf irgendeiner breiteren Unterlage sitzenden Insekten ist die Ausbreitung der Duftmoleküle nur nach einer Seite möglich, was schließlich zur einseitigen Ausweitung des Duftbereiches in Richtung zur schallenden Fledermaus führt. Hieraus läßt sich auch erklären, warum eine Fledermaus erst nach einigem Rütteln über dem Boden oder vor einem Insekt, das an einer Wand sitzt, zugreift. Sehr schön zeigten dies auch frühere Versuche, bei denen Mausohren über dem Futterfeld kurz rüttelten und sich anschließend sicher an der Stelle niederließen, wo tote Mistkäfer unter Moos verborgen waren. Fliegende Insekten ziehen dagegen einen Duftstreifen hinter sich her und ermöglichen dadurch eine zusätzliche olfaktorische Ortung. Da die „Weinriecher“ das beschallte Glas mit Wein ebenfalls am intensiveren bzw. anders gearteten Geruch erkannten, bestätigten sie durch ihre Aussage den oben geschilderten Prozeß der Erhöhung der Duftintensität, der dort durch Gewichtsverluste in Erscheinung tritt.

Meine anfängliche Vermutung, daß Carabiden U-Schalllaute hören und hierauf mit der Abgabe von Allomonen reagieren, hat sich nicht bestätigt. Somit beruht die Erhöhung der Duftkonzentration auch bei Insekten nicht auf einer indirekten Wirkung, hervorgerufen durch die erhöhte Abgabe von Duftstoffen auf U-Laute, sondern auf der direkten Einwirkung der U-Laute auf die Erhöhung der Verdampfungsquote des Duftstoffes. Gerade dies rechtfertigt die Bezeichnung dieser Laute als „Riechlaute“.

Sowohl die Methacrylsäure als auch lebende Käfer zeigten deutliche, schallbedingte Gewichtsverluste auch bei höheren Frequenzen. Dadurch kommt zum Ausdruck, daß auch Laute höherer Frequenz, also auch die Ortungslaute der Fledermäuse, in der Lage sind, Duftmoleküle freizusetzen, zumal diese mit etwa der doppelten Intensität der Riechlaute ausgestoßen werden. Die Ortungslaute haben also tatsächlich eine bereits früher (KOLB 1973) vermutete Doppelfunktion, nämlich Echos und Duftstoffe zu vermitteln. Wenn die Erhöhung der Duftintensität auch nur eine Nebenfunktion der Ortungslaute darstellt und diese nur bei bestimmten Situationen wirksam werden dürfte, so lassen sich beide Funktionen doch nicht voneinander trennen.

Immer wenn ein Insekt auf einer breiteren Unterlage sitzt, kommt noch hinzu, daß die durch den Flügelschlag einer rüttelnden Fledermaus hervorgerufene Luftströmung, von der Unterlage reflektiert, eine Wirbelströmung hervorruft, die direkt an ihrem Kopf vorbeizieht. Beim Rütteln kommen also zwei Komponenten zur Wir-

kung, die Erhöhung der Duftkonzentration durch U-Laute und der Transport der Duftmoleküle durch die entstehende Wirbelströmung. Sie erleichtern der Fledermaus das Erkennen der Nahrung mit Hilfe des Geruchssinnes.

Entgegen meiner früheren Annahme ist der beim Ausstoß eines U-Lautes auftretende Luftstrom sehr schwach. Die Versuche hierzu zeigten in unmittelbarer Nähe der Mundöffnung eine so geringe Intensität und Reichweite dieser Strömung, daß eine Reflexion derselben von irgendeinem Objekt kaum in Frage kommen dürfte. Der beim Aussenden der Impulse entstehende, sehr schwache Luftstrom hat somit keinen nachweisbaren Einfluß auf den Transport von Duftmolekülen. Obwohl auf vielfache Weise dargelegt werden konnte, daß der Duft der Insekten zum leichteren Auffinden bzw. Erkennen der Beute durch U-Laute noch erhöht werden kann, die Wirbelströmung noch eine zusätzliche Funktion erfüllt, soll damit nicht der Eindruck erweckt werden, als würden die Ortungslaute beim Nahrungserwerb eine unbedeutende Rolle spielen. Das ist absolut nicht zutreffend. Vielmehr treten die Riechlaute nur dort und dann in Funktion, wenn das akustische Ortungssystem aufgrund der Situation nicht in der Lage ist, die Beute ausfindig zu machen oder als solche eindeutig zu erkennen. Ein Zusammenwirken beider Ortungsmöglichkeiten dürfte, wenn auch mit sehr variierenden Anteilen, nicht selten erfolgen. Auch bei den Versuchen GRIFFIN's, der Mehlwürmer und ähnlich gestaltete ungenießbare Scheiben in die Luft warf und die Versuchstiere beides zu unterscheiden lernten, vermute ich ein Zusammenwirken der akustischen und olfaktorischen Ortung. In meinen Versuchen (KOLB 1961) habe ich jedenfalls für ein solches Zusammenwirken zahlreiche Hinweise.

Zusammenfassung

Die Versuche über die Eigenschaften der Riechlaute, niederfrequenter Laute (16 bis 35 kHz), der Mausohren beim Eindringen in das Moos ergaben, daß diese an der Oberfläche desselben stärker reflektiert werden als Laute höherer Frequenzen. Dagegen durchdringen die Riechlaute noch eine 5 cm dicke Moosschicht, während Laute im Bereich von 50 bis 60 kHz hierbei völlig absorbiert werden. Es muß daher angenommen werden, daß Mausohren bei der Nahrungssuche auf dem Boden „absichtlich“ niederfrequente Laute ausstoßen, um verborgene Insekten zu erreichen.

Durch die Beschallung der stehenden Flüssigkeit von Methacrylsäure, dem Allomon einiger Carabiden, mit U-Schalllauten (15 bis 60 kHz) wird die Verdampfungsquote um 3 bis 5 mg/16 min, durch die Beschallung von Methacrylsäure getränktem Filterpapier um weitere 6 mg/16 min erhöht.

Die U-Beschallung erzeugt auch bei Käfern erhöhte Gewichtsverluste von 2,5 bis 3 mg und demonstriert damit eindeutig die Wirkung der Riechlaute auf die Erhöhung der Verdampfungsquote von Duftstoffen. Da die beschallten Käfer keine erkennbare Reaktion auf U-Laute zeigten, beruht die Erhöhung der Verdampfungsquote auf der direkten Einwirkung des U-Schalls auf den Duftstoff.

Auch Versuchspersonen erkennen ein beschalltes Glas mit Wein und bringen dadurch deutlich zum Ausdruck, daß durch die Beschallung eine auch für den Menschen erkennbare Erhöhung der Duftkonzentration entsteht.

Bei der Beschallung von Methacrylsäure und lebender Käfer lösten auch höherfrequente U-Laute markante Gewichtsverluste aus. Somit haben die höherfrequenten Ortungslaute eine Doppelfunktion, die der Ortung und die der Duftverstärkung, wenn auch letztere eine erheblich geringere Rolle spielt.

Die Wirkung der U-Laute wird im Lösen oberflächlich liegender Duftmoleküle am Beutetier gesehen, die sich anschließend aufgrund der Diffusion der Gase ausbreiten, und zwar situationsbedingt in Richtung der schallenden Fledermaus.

Beim Rütteln einer Fledermaus über dem Boden oder vor einer Wand entsteht eine Wirbelströmung, die, von der Unterlage reflektiert, direkt am Kopf des Tieres vorbeizieht und ihm dabei Duftstoffe zuführt.

Summary

Function and mode of action of the so-called olfactory sounds of the mouse-eared bat, Myotis myotis

Experiments on the properties of olfactory sounds, low frequency sounds (16—35 kHz), of mouse-eared bats on entering into moss showed, that these are reflected at its surface more intensely than sounds of higher frequencies. Olfactory sounds on the other hand penetrate yet a layer of moss 5 cm thick, while sounds in the 50—60 kHz range are entirely absorbed at this. Therefore it must be assumed, that in search of food on the ground mouse-eared bats "deliberately" emit low frequency sounds to reach hidden insects.

Treatment of the stagnant fluid of methacrylic acid, the allomone of some Carabides, with ultrasonic sounds (15—60 kHz) raises the evaporation quota by 3 to 5 mg per 16 min, that of filter paper soaked with methacrylic acid by additional 6 mg per 16 min.

Likewise in beetles ultrasonic treatment produces increased losses in weight of 2,5 to 3 mg, definitely demonstrating therewith the effect of olfactory sounds upon the increase of evaporation quota of odorous substances. Since beetles exposed to sound fail to exhibit any recognizable reaction to u-sounds, the increase of the evaporation quota is based on the direct impact of u-sounds upon the odorous substances.

Test persons also recognize a sound-treated glass of wine, expressing thereby clearly, that there results from sound treatment a rise of odour concentration recognizable even to man.

During sound treatment of methacrylic acid and of live beetles higher frequency u-sounds caused marked losses in weight also. Thus higher frequency orientation sounds posses a double function, i. e. that of orientation and that of intensifying odour, though the latter plays a considerably minor role.

The effect of a u-sound is considered to consist in detaching odour molecules situated superficially on the animal of prey, which subsequently propagate on account of the diffusion of gasses, and that, necessitated by the situation, in the direction of the sounding bat. During stationary flight of a bat over the ground or in front of a wall, there arises a turbulence, which after reflection at the base directly passes by the animals' head thereby conveying odorous substance to it.

Literatur

- GRIFFIN, D. R.; FRIEND, J. H.; WEBSTER, F. A. (1965): Target discrimination by the echolocation of bats. *J. Exptl. Zool.* **158**, 155—168.
- KOLB, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. *Z. vergl. Physiol.* **44**, 550—564.
- (1973): Riechverhalten und Riechlaute der Mausohrfledermaus *Myotis myotis*. *Z. Säugetierkunde* **38**, 277—284.
- PÜTZ, J. (1973): Hifi, Ultraschall u. Lärm. Köln: Verlagsges. Schulfernsehen.
- SCHILDKNECHT, H.; MASCHEWITZ, V.; WINKLER, H. (1968): Zur Evolution der Carabiden-Wehrdrüsen-Sekrete. *Die Naturwissenschaften* **3**, 112—117.
- SCHILDKNECHT, H. (1972): Allomone, Abwehrstoffe der Arthropoden. *Mitt. d. Verb. D. Biologen* 1972.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. ANTON KOLB, Biologisches Institut, Gesamthochschule Bamberg, Jesuitenstr. 2, D — 8600 Bamberg